

# ORNIS FENNICA

XIX, N:o 1

1942, 15. IV.

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA  
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

Toimitus P. Palmgren, O. Kalela  
Redaktion

## Die Ausbreitung der kulturbedingten Vogelfauna als Glied der spätquartären Faunengeschichte Europas.

OLAVI KALELA.

### Einleitung.

Die grösste positive Veränderung, die die Fauna Europas während der jüngsten postglazialen Zeit erfahren hat, besteht in der Ausbreitung der „Kulturornis“ in den mittleren und nördlichen Teilen unseres Erdteils. Freilich bewohnt ein beträchtlicher Teil der Arten, die für die Kulturlandschaft Europas eigentümlich sind, offenbar von jeher dieselben Gegenden, und die Veränderungen in ihrem Vorkommen sind nur von quantitativer Art, ein anderer Teil aber besteht aus ausgesprochenen Neuankömmlingen, und zwar vorwiegend aus Bewohnern der Steppen, Buschsteppen und Waldsteppen. Wie innig die „europäische“ Vogelfauna von einem für dieselbe fremden Element eigentlich durchdrungen ist, geht deutlich aus der bekannten von STEGMANN (1938) durchgeführten Einteilung der paläarktischen Vögel hervor. Mitteleuropa wird ja nach STEGMANN durch den „europäischen Faumentypus“ gekennzeichnet, der sich ökologisch an die Laubwaldzone anschliesst. Betrachtet man aber den Artenbestand des genannten Faumentypus wie er in der erwähnten Arbeit dargestellt wird, so findet man, dass kaum die Hälfte von den Arten für den geschlossenen Wald charakteristisch ist. Die übrigen Arten bestehen zum bedeutenden Teil aus Bewohnern der Waldränder und Gebüsche — was von STEGMANN selbst hervorgehoben wird —, und zwar aus Arten der Kulturlandschaft.

Die artliche Zusammensetzung der kulturbedingten Vogelfauna wird im folgenden nur wenig berührt. In betreff Mitteleuropa verdanken wir vor allem SCHNURRE (1921) eine verdienstvolle diesbezügliche Übersicht, und was Nordeuropa anbelangt, soll ebenfalls

auf frühere Zusammenfassungen (z. B. KALELA 1936, 1938) hingewiesen werden, wenn auch eine ausführliche Behandlung des Themas noch fehlt und dringend erwünscht wäre.

Freilich ist die Stellung, die man dem kulturfolgenden Faunenelement in der Geozologie einräumt, etwas schwankend, ein gewissermassen geringschätzendes Verhalten demselben gegenüber ist aber nicht abzuleugnen; hierauf deutet ja allein schon die von den Kulturfaktoren häufig benutzte Benennung „sekundäre Faktoren“ hin. Ein Ausdruck dieser Stellungenahme ist es wohl auch, dass beispielsweise Mitteleuropa trotz der Überfülle des faunistischen Materials vorläufig keineswegs bei den geozoologisch am besten analysierten Gebieten eingereiht werden kann.

Bei der Beurteilung der geozoologischen Stellung der Kulturfaktoren muss man selbstverständlich auf sehr verschiedenartige Gesichtspunkte Rücksicht nehmen, die zum Teil weit über die Grenzen der Geozologie hinaus führen. In einer früheren diesbezüglichen Übersicht (KALELA 1938, p. 267 ff.) habe ich hervorgehoben, dass die Kultureinflüsse mit den verschiedensten Punkten im „System“ der ornithoökologisch wirksamen Faktoren verknüpft sind. Gleichzeitig habe ich mich der Auffassung angeschlossen, dass die Herrschaftsperiode des Menschen als eine neue Phase in der Entwicklung der Organismenwelt anzusehen ist in der Meinung wie etwa LÖNS (1908) vom „Quintär“ oder LE CONTE (vgl. ESKOLA 1931) vom „psychozoischen Zeitalter“ spricht. Eine solche Auffassung schien mir nicht nur theoretisch wohl begründet, sondern auch den Anforderungen der praktischen Forschung zu entsprechen.

Der Hauptzweck der folgenden Darlegungen besteht darin, aus einem in meiner genannten Arbeit nicht berührten, früher allerdings bereits von SCHNURRE (1921) hervorgehobenen Gesichtspunkt aus auf dieselben Fragen zurückzukehren. Wie oben schon bemerkt wurde, gehört die Ornis der Kulturlandschaft zum beträchtlichen Teil zu dem Artenbestand der Steppen, Buschsteppen und Waldsteppen<sup>1)</sup>. Dies gibt ungesucht die Veranlassung die Einwän-

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der Begrenzung der obengenannten Vegetationsformationen besteht noch viel Unschlüssigkeit. Ohne auf diese Fragen näher einzugehen sei jedoch bemerkt, dass der Begriff Waldsteppe in dem Sinne wie er in den weiter unten zitierten pflanzen- und tiergeographischen Arbeiten gebraucht wird, neben Typen der gemässigten Klimazone zum beträchtlichen Teil offenbar auch subtropische, für das Mittelmeergebiet eigentümliche Typen einschliesst.

derungsperiode der „Kultursteppenfauna“ mit den früheren Steppenperioden Europas zu vergleichen. Im folgenden wird die ganze spätquartäre Zeit berührt, das Hauptaugenmerk wird aber dabei auf die nacheiszeitlichen Verhältnisse gerichtet. Freilich fällt die wichtigste Periode des spätquartären Vorkommens echter Steppentiere bekanntlich in die spätglaziale Zeit. Im Verhältnis zum Postglazial ist aber die nähere Klimaentwicklung der letztgenannten Periode vorläufig noch mangelhaft bekannt, und auch die Deutung der pleistozänen Faunen steht noch unter lebhafter Diskussion (vgl. z. B. PENCK 1938, SOERGEL 1940 u. a.), weshalb wir uns hier am besten nur mit kurzen diesbezüglichen Hinweisen begnügen.

#### **Über die neuzeitliche Klimaänderung mit ihren geozoologischen Folgeerscheinungen.**

Den nächsten Anstoss zu der erneuten Behandlung der oben berührten Fragen haben die ausgesprochenen Veränderungen gegeben, die sich in der Fauna Nordeuropas bemerkbar gemacht haben und, trotzdem sie auch manche Vertreter der Kulturornis betreffen, in der Hauptsache offenbar durch klimatische Faktoren und nicht etwa durch Veränderungen des Landschaftsbildes direkt hervorgerufen worden sind.

Die im vorigen Jahrhundert begonnene und wenigstens noch in den 1930er Jahren fortgesetzte allgemeine Klimaerwärmung ist durch die in der letzten Zeit betriebene rege Forschungstätigkeit allgemein bekannt geworden. Am ausgeprägtesten ist die Erwärmung bekanntlich in den arktischen Gegenden, sie macht sich deutlich in der kühlen und, schwächer, noch in der gemässigten Klimazone bemerkbar, während in den westlichen Teilen des Mittelmeergebietes — um uns auf Europa zu beschränken — schon eine gewisse Abkühlung festgestellt werden kann. Nach ÅNGSTRÖM (1939 u. a.) handelt es sich um einen Temperatúrausgleich zwischen dem Äquator und den Polargegenden. Besonders ausgeprägt ist die Erwärmung in der Zeitspanne, die seit den in Nordeuropa bekannten Notjahren der 1860er Jahre verflossen ist, WAGNER (1940) hat aber nachgewiesen, dass eine gewisse Verbesserung des Klimas bis auf den Beginn des vorigen Jahrhunderts zurückverfolgt werden kann.

Da die genannte Entwicklung des Temperaturklimas in Nord-

europa mit einer Maritimisierung (Abnahme der Jahresschwankung der Temperatur) verknüpft ist, und da zudem eine gewisse Zunahme der Niederschlagsmenge in den nordischen Ländern, und in den höheren Breiten überhaupt, festgestellt werden kann, wirkt es auf den ersten Blick überraschend, dass gleichzeitig in den inneren Teilen der Kontinente eine rasche Austrocknung fortgesetzt hat. Die bekannteste Wirkungsform dieses Prozesses, die „soil erosion“, hat man allgemein unvorsichtigen Kulturmassnahmen zugeschrieben. In den verschiedenen Teilen der Erde ausgeführte pflanzengeographische Untersuchungen zeigen jedoch, dass es sich im Grunde um klimatische Faktoren handeln muss, und dasselbe hat sich auch auf meteorologischem Wege bestätigen lassen (BROOKS 1919, WAGNER 1940 u. a.). In eine neue Phase gelangte das Studium der diesbezüglichen Fragen durch WAGNERS Nachweis, dass sich die beiden Erscheinungen, die Erwärmung der höheren Breiten und die fortschreitende Austrocknung der mittleren (Verschärfung der meridionalen Niederschlagskontraste) auf gemeinsame Gründe, nämlich auf eine Verstärkung der allgemeinen atmosphärischen Zirkulation zurückzuführen sind.

Der am meisten auffallende Punkt in der obenbeschriebenen Klimaentwicklung besteht darin, dass diese nicht einheitlich auf der ganzen Erde vor sich gegangen ist. Vielmehr entspricht einer verschärften Trockenheit in den Wüsten- und Steppengebieten ein erhöhter Niederschlag in höheren Breiten, und etwas entsprechendes lässt sich ja nach ÅNGSTRÖM auch in bezug auf die Temperatur feststellen. Setzt sich eine Klimaänderung von der beschriebenen Art durch längere Zeit fort, muss sie in der Tat eine völlig „logische“ Verschiebung der Vegetationsgrenzen zur Folge haben. Als Folge der Austrocknung breitet sich die Wüste in das Gebiet der Steppen, Waldsteppen oder subtropischen Wälder aus, und die letzteren verschieben sich in die Laubwaldzone bzw. direkt in die Nadelwaldzone. Unter gleichzeitiger Erwärmung des Klimas dringt aber auch der Laubwald in die angrenzende Nadelwaldzone.

Die eingangs erwähnten faunistischen Arealverschiebungen laufen den besprochenen Klimaänderungen deutlich parallel. Zahlreiche Säugetier-, Vogel- und Insektenarten, u. a., sind in Nordeuropa in rascher Ausbreitung begriffen, und zwar teils vom Süden, teils vom Südosten her (in bezug auf die Vögel vgl. z. B. SIVONEN & KALELA 1937, KALELA 1938 und die dort angeführte Literatur). In Mittel-

europa sind die Grenzverschiebungen weit weniger ausgeprägt; immerhin kommt eine Ausbreitung mehrerer in Nordeuropa vordringender Arten auch in Mitteleuropa zum Vorschein, und unter den sonstigen Arten gehört die Einwanderung des Girlitz, *Serinus canaria serinus*, vom Mittelmeergebiet bis an die Nord- und Ostsee zu den überhaupt raschesten neuzeitlichen Ausbreitungsbewegungen.

Unter den vorgedrungenen Arten gibt es nun mehrere, wie z. B. *Corvus frugilegus*, *Coloeus monedula*, *Carduelis carduelis* und *Galerida cristata*, die zu den meist typischen Bewohnern der Kulturlandschaft gehören und deren ursprüngliches Wohngebiet offenbar nicht in der Laubwaldzone, sondern in arideren Gegenden liegt. Ein typischer Vertreter des mediterranen Elements ist ja der Girlitz. Die Aktivität des für aride Gegenden charakteristischen Artenbestandes neben der eines typisch „europäischen“ Elements kommt aber erst recht darin zum Vorschein, dass das eigentliche Ausbreitungszentrum der meisten Wasservögel, die unter den vorgedrungenen Vogelarten ein auffallend reiches Kontingent bilden, wohl in den Steppengebieten zu suchen ist, und zwar in dem Gebiet, das durch den „mediterranen Faunentypus“ STEGMANN'S gekennzeichnet ist (vgl. LÖNNBERG 1924, KALELA 1940). Die betr. Wasservögel schliessen sich auch der Kulturoornis recht nahe an, denn wenigstens in Nordeuropa sind ihre Biotope, abgesehen von den Brackwasserbuchten, in der Regel deutlich kulturgeprägt, stellen gewissermassen „Kultur-Steppenseen“ dar (s. z. B. KALELA 1938, p. 230 ff.).

Die Frage nach dem vermutlichen gegenseitigen Anteil der Erwärmung und der Austrocknung als Urheber der obengenannten Faunenänderungen wird weiter unten (S. 17 ff.) berührt werden.

Die vorliegende Studie entstand nun aus dem Wunsch, auseinanderzusetzen zu können, inwieweit die Klima- und die damit verbundenen Faunenänderungen Europas, die aus längeren Zeiträumen, etwa aus der spätquartären Zeit bekannt sind, zu den obengenannten kurzfristigen Verschiebungen Analogien aufweisen könnten. Sollte die Antwort positiv ausfallen — was durch die inzwischen erschienene Untersuchung AUERS (1941) tatsächlich bestätigt zu werden scheint — so hätte man ja darin ein ausgezeichnetes Mittel, faunengeschichtliche Fragen auf empirischer Grundlage zu erforschen. Die genannten Fragen gehören natürlich nur insofern zu der im vorigen Abschnitt formulierten Aufgabe dieser

Studie, als sie die Geschichte der Steppen- und Waldsteppenfauna einerseits, die der Kultursteppenfauna andererseits berühren. Um aber die oben angedeutete Analogie beleuchten zu können, muss nicht nur die Entwicklung in den Trockenzonen, sondern auch in den nördlicheren humiden Gebieten Europas berücksichtigt werden. Dabei kann nicht vermieden werden, dass die Behandlung paläobotanischer und sonstiger geologischer Fragen einen relativ weiten Raum beanspruchen wird, auch wenn ihre Darstellung in möglichst grosser Ausdehnung auf neueste Zusammenfassungen fusst.

#### **Einige Züge aus der (spät- und) nacheiszeitlichen Vegetations- und Klimaentwicklung in Europa nebst anliegenden Gebieten.**

Die spätglaziale Vegetations- und Klimaentwicklung in Nord-europa bietet — im Gegensatz zu Mitteleuropa — vom Standpunkt der uns beschäftigenden Fragen nur indirektes Interesse, und von ihrer Behandlung wird hier auch aus dem Grunde abgesehen, weil über die genannten Bedingungen sogar in allerletzter Zeit in mancher Hinsicht voneinander abweichende Ansichten ausgesprochen worden sind.

Die entsprechenden Verhältnisse des Postglazials sind von zahlreichen Forschern aus allen nordischen Ländern gründlich untersucht worden. Wir begnügen uns hier, im Anschluss an die neulich erschienenen Zusammenfassungen von SAURAMO (1940, 1941) die betr. Ereignisse in Südfinnland kurz wiederzugeben.

Zu Beginn des Postglazials (um das Jahr 6800 v. Chr.) wurde Südfinnland durch Birken- und Kiefernwälder gekennzeichnet. Während der Ancyluszeit (6500—5000 v. Chr.) wurde die Kiefer zur dominierenden Holzart; das Klima war günstiger als vorher, aber noch kühl, wohl am nächsten dem gegenwärtigen ähnlich. Am Ende der genannten Periode begann eine rasche Klimaerwärmung. Der Anteil der Kiefer nahm im Holzartenbestand ab, und die Erle, zudem aber auch die Linde, Hasel, Eiche und die Bergulme erreichten eine bemerkenswerte Reichlichkeit. Diese lange postglaziale Wärmeperiode kulminierte schon in der ersten Hälfte der Litorinazeit, und ihre zweite Hälfte, die durch eine erneute Verhäufung der Kiefer auf Kosten der Laubbäume sowie durch den ersten Vorstoss der Fichte gegen Westen gekennzeichnet ist, bedeutet schon eine deutliche **Abschwächung** des Klimaoptimums. Die ausgeprägte Klimaverschlech-

terung setzte jedoch erst um das Jahr 1000 v. Chr., also am Ende der Litorinazeit ein. Um diesen Zeitpunkt breitete sich die Fichte sehr rasch zumal auf die besseren Böden aus unter gleichzeitigem Zurückweichen der edlen Laubbäume und der Erle. Die Deutung der Klimaentwicklung der jüngsten Perioden, die freilich keineswegs als endgültig betrachtet werden darf, gründet sich wesentlich gerade auf die Schwankungen der Fichtendominanz: eine Steigerung deutet auf Verschlechterung (in erster Linie Kontinentalisierung), ein Sinken auf Verbesserung (bzw. Maritimisierung) des Klimas. Irgendwelche schroffe Veränderungen wären danach im südfinnischen Klima während der drei letzten Jahrtausende nicht mehr festzustellen. Jedoch hätte sich die Klimaverschlechterung bis zum Beginn unserer Zeitrechnung fortgesetzt; um diesen Zeitpunkt erreichte die Fichte ihre höchste Frequenz in Finnland. Dann folgt eine gewisse Erwärmung, wieder eine vorübergehende Verschlechterung, während dann das Klima etwa seit den 1200er Jahren, also durch die sieben jüngstverflossenen Jahrhunderte, in einer Erwärmung begriffen gewesen wäre.

Ogleich die Feuchtigkeitsverhältnisse etwa beim Dickenwachstum der Moore eine ausschlaggebende Rolle spielen und deshalb vor allem in der BLYTT-SERNANDERSchen Klimawechsellehre eine sehr wichtige Stellung einnehmen, sind sie in der obigen kurzen Übersicht unberücksichtigt geblieben, denn ihre Wirkung auf das Gesamtbild der Vegetation und auch auf die Tierwelt tritt neben den Temperaturfaktoren in der kühlen Klimazone entschieden in den Hintergrund. Jedoch sei schon hier betont, dass neuere Untersuchungen die von der BLYTT-SERNANDERSchen Theorie vertretene Auffassung über die Feuchtigkeit (besonders im Hinblick auf die Niederschlagsverhältnisse) der „atlantischen“ Periode, also der Zeit des Klimaoptimums, in keinerlei Weise erschüttert zu haben scheinen.

In bezug auf die Lebewelt arider, insbesondere warm-arider Gegenden spielen dagegen die Feuchtigkeitsverhältnisse im allgemeinen die Rolle des Mindestfaktors. Vom Standpunkt unserer Übersicht wäre es nun äusserst wichtig, die spätquartäre Vegetations- und Klimaentwicklung der ariden Teile Europas nebst anliegenden Trockengebieten darstellen zu können.

Bekanntlich herrschte in den heutigen Trockenzonen der Erde während der Eiszeiten ein viel feuchteres Klima als in der Gegenwart. Den vier quartären Eiszeiten entsprechend sind ja Zeichen

von drei Pluvialperioden, die u. a. durch den hohen Wasserstand der dortigen Seen gekennzeichnet wurden, aus den Trockenzeiten bekannt. Anders ausgedrückt: die abklingende Eiszeit wird in den inneren ariden Teilen der Kontinente jedesmal von einer besonders trockenen „Wüstenperiode“ begleitet.

Eine Auffassung, dass ein entsprechendes Verhältnis, also parallele Erwärmung der Polargegenden und Austrocknung in den mittleren Breiten, auch für die im Vergleich zur glazialen-interglazialen Rhythmik ungemein viel schwächeren Klimaschwankungen des Postglazials zutrifft, scheint durch Untersuchungen der letzten Zeit immer mehr an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen. Zunächst ist man auf sehr verschiedenen Wegen, wie etwa durch das Studium der Wasserstandsschwankungen rezenter und ausgetrockneter Seen, des Dickenwachstums der Riesenbäume an den Grenzen arider Gebiete usw., zu dem Ergebnis gelangt, dass die seit der letzten Eiszeit eingebrochene Trockenperiode nicht einheitlich gewesen, sondern von zumindest einem feuchteren Zeitabschnitt unterbrochen worden ist. Hierauf bezügliche Tatsachenbefunde sind u. a. von AUER (1935) zusammengefasst worden. In Südamerika ausgeführte pollenanalytische Untersuchungen haben nun dies Ergebnis überzeugend bestätigt. Ferner lassen sich die Verschiebungen von Wald und Steppe in Feuerland und Patagonien nach den Untersuchungen von v. POST (1931) und AUER<sup>1)</sup> mit der postglazialen Vegetationsentwicklung der nördlichen Hemisphäre, etwa Nordeuropas, höchstwahrscheinlich in eine gemeinsame Chronologie einfügen. Von den drei festgestellten Trockenperioden entspricht die erste nach AUER einer spätglazialen Wärmeperiode in Nordeuropa, die zweite dürfte mit dem Litorina (also mit der Zeit des Klimaoptimums in Nordeuropa) zusammenfallen, und auch die jüngste, heute noch andauernde warme und trockene Periode hat in der Nordhemisphäre ihr Gegenstück. Diese sich über die ganze Erde erstreckenden spät- und postglazialen Klimaschwankungen erklärt AUER durch die Variation der Intensität

---

<sup>1)</sup> Über die Untersuchungen AUERS in Patagonien, die eine wichtige Komplettierung seiner früheren in Feuerland ausgeführten Forschungen (1933) bilden, liegt vorläufig nur eine kurze Übersicht (AUER 1941) vor. Das finnische Originalmanuskript dieses Aufsatzes hat mir Herr Professor AUER schon vor dessen Erscheinen zur Durchsicht überlassen, wofür ich ihm hiermit bestens danke.

der planetarischen Luftströmungen, die ihrerseits von der solaren Wärme diktiert werden, d. h. im Wesentlichen analog damit, wie es WAGNER im Hinblick auf die Klimaänderung der jüngsten Jahrzehnte getan hat.

Wie verhalten sich nun die Tatsachen, die durch paläobotanische und andere Untersuchungen über die postglaziale Vegetations- und Klimaentwicklung in Mitteleuropa bekannt geworden sind, zu den oben dargestellten Ergebnissen? Natürlich wäre zu erwarten, dass diese Entwicklung eine Mittelstellung zwischen den Verhältnissen in Nordeuropa und den ariden Gegenden etwa des Mittelmeergebietes einnehmen würde. Vorerst muss aber die Frage der diluvialen Steppen Europas mit einigen Worten berührt werden.

Bekanntlich war die arktische Vegetation, die sich während der letzten Eiszeit zwischen dem Eisschild im Norden und den im südlichen Mitteleuropa vorgekommenen Birken- und Kiefernwäldern ausbreitete, nach Ansicht zahlreicher Forscher zum Teil steppenartig. Jedenfalls ist, was die uns hier in erster Linie interessierende spätglaziale Zeit <sup>1)</sup> betrifft, eine damals vorhandene Steppenphase aus den reichlichen Resten echter Steppentiere (vgl. S. 14) schon längst geschlossen worden. Eine sich zwischen die Tundra- und Waldperiode einschiebende Steppenphase ist u. a. von BERTSCH (1935) auch auf paläobotanischer Grundlage vorausgesetzt worden (vgl. auch RUDOLPH 1928) und diese Auffassung scheint durch die Entdeckung LOSERTS (1940) direkt gestützt zu werden, dass in den von ihm untersuchten spätglazialen Ablagerungen Böhmens *Artemisia*-Pollen regelmässig und zum Teil häufig auftritt.

Über die nacheiszeitliche Vegetationsentwicklung Mitteleuropas lässt sich auf Grund der dort ausgeübten regen Forschungsarbeit ein ziemlich geschlossenes Bild herstellen. Diese Verhältnisse werden nachfolgend im Wesentlichen nach FIRBAS' (1939) Zusammenfassung dargestellt, und zwar unter Heranziehung der Bedingungen im Tieflande; die Gebirge haben selbstverständlich eine etwas abweichende Geschichte durchgemacht.

Die Tundren- und Steppenvegetation wurde in den Endphasen des Spätglazials von einer subarktischen Birken- und Kiefernzeit, diese wiederum von der Haselperiode abgelöst, welche letztere mit

<sup>1)</sup> In Mitteleuropa endet die spätglaziale Zeit früher als in Nordeuropa, nach FIRBAS' Darstellung um 8000 v. Chr.

der Ancycluszeit zusammenfällt, und somit der Kiefernperiode Nordeuropas zeitlich entspricht. Am Ende der Ancycluszeit kann auch in Mitteleuropa eine ausgeprägte Veränderung des Vegetationsbildes festgestellt werden. Die auch dort vielerorts noch häufige Kiefer wird seltener, und wie in Nordeuropa gewinnt in den Niederungen etwa Nordwestdeutschlands die Erle eine auffallende Reichlichkeit. In den übrigen Teilen Mitteleuropas wird die beginnende Periode jedoch durch den Eichenmischwald gekennzeichnet. Neben der Eiche treten zunächst die Linde und die Ulmenarten reichlich auf, später erreicht die Eiche eine immer deutlichere Alleinherrschaft. Diese Eichenmischwald- oder Eichenzeit kann um 2500 v. Chr. als beendet angesehen werden, sie entspricht somit der atlantischen Periode BLYTT-SERNANDERS. Der spätere Abschnitt der Litorinaeit (das Subboreal) wird als besondere „späte Wärmezeit“ unterschieden, obgleich er nur einen Übergang zur folgenden Periode darstellt. Bezeichnend ist die früher oder später eintretende Verhäufung der Buche, welche dann während der um 500—800 v. Chr. beginnenden Buchenzeit ihren Höhepunkt erreicht. Von diesem Zeitraum, welcher der Herrschaftsperiode der Fichte in Nordeuropa entspricht, trennt FIRBAS die letzten 500—1000 Jahre besonders ab, charakterisiert sie aber lediglich durch die Einwirkung der Kultur.

Die klimatische Deutung dieser postglazialen Waldgeschichte ist in betreff mancher Einzelheiten noch keineswegs eindeutig. Gewisse Hauptzüge können wohl jedoch als sichergestellt gelten. So kann eine Entwicklung von einem subarktischen Birken-Kiefernklima zum warmen Eichenklima, das wiederum von dem kühleren Buchenklima gefolgt wurde, wohl als bewiesen angesehen werden, eine Temperaturentwicklung, die den oben behandelten Verhältnissen in Nordeuropa entspricht. Ferner kann die Buchenperiode einwandfrei als feuchter betrachtet werden als die vorangehende Eichenzeit.

Die Frage nach den postglazialen Trockenperioden in Mitteleuropa und namentlich die feuchtenklimatische Deutung der Eichenzeit sind dagegen noch gewissermassen kontrovers, was u. a. durch die Diskussion über die sog. Steppenheidetheorie GRADMANN'S (vgl. S. 13) zum Ausdruck kommt.

Zunächst kann die alte Auffassung von einer neben der spätglazialen Steppenzeit vorgekommenen nacheiszeitlichen Trockenzeit in der Form, dass ausgedehnte Gegenden Mitteleuropas damals

## Gliederung der Spät- und Nacheiszeit in Mitteleuropa. (Aus FIRBAS 1939.)

Wahrscheinliche Zeitgrenzen	Zeitabschnitte (klimatisch und nach BLYTT-SERNANDER)	Waldzeiten in Mitteleuropa (nach den vorherrschenden Wäldern)	Vorgeschichtliche Zeitabschnitte	Entwicklung der Ostsee und Rückzug des Inlandseises
Gegenwart		Wirtschaftsforste	Geschichtliche Zeit	Mya-Meer
etwa 500 bis 800 v. Chr.	<i>Nachwärmzeit</i> Subatlantikum	Buchenzeit	La Tène-Zeit	Limnää-Meer
etwa 2500	Klimaverschl. I <i>Späte Wärmezeit</i> Subboreal	Übergang von der Eichenmischwald- zur Buchenzeit	Bronzezeit	
etwa 5500	<i>Mitlere Wärmezeit</i> Atlantikum	Eichenmischwaldzeit	Neolithikum	Litorina-Meer
etwa 8000	<i>Frühe Wärmezeit</i> Boreal	Haselzeit und frühe Eichenmischwaldzeit	Mesolithikum	Ancylus-See (letzte Eisreste schmelzen)
	<i>Vorwärmzeit</i>	Kiefern- und Birkenzeit		Yoldia-Meer
	<i>Subarktische Zeit</i>	Waldlose Zeit		Eisrand in Mittelschweden Baltischer Eissee
etwa 18000	<i>Glaziale Zeit</i>			Eisrand i. Norddeutschland

von einer baumlosen Steppenlandschaft bedeckt gewesen wären, durch die pollenanalytischen Untersuchungen wohl als endgültig beseitigt gelten. Auf der anderen Seite betont GAMS (1940 u. a.), unter Heranziehung zahlreicher Untersuchungen über die südosteuropäischen Steppen, dass in Mitteleuropa unter warm-ariden Verhältnissen gar keine offene Steppenlandschaft, sondern eine Waldsteppe zu erwarten ist. Die offene Steppe verdankt ja ihre Entstehung wesentlich auch kalten kontinentalen Wintern und die „steppenartige“ Landschaft Mitteleuropas muss eher Berührungspunkte mit der etwa im östlichen Mittelmeergebiet herrschenden Vegetation aufweisen. Nach BERTSCH' (1935) Ansicht wurde denn auch Mitteleuropa während der Eichenperiode durch Waldsteppen gekennzeichnet. Eine solche Auffassung ist freilich auf Widerstand gestossen (NIETSCH 1935, FIRBAS 1939 u. a.), aber es hat jedoch den Anschein, als wären die Meinungsverschiedenheiten eher von gradueller Art. Sagt doch auch FIRBAS (op. c., p. 104) über die lichten mitteleuropäischen Wälder der Eichenzeit: „Und sicherlich boten sie den Steppenheidepflanzen, die während der Wärmezeit auch durch höhere Sommerwärme begünstigt waren, bessere Ausbreitungsmöglichkeiten als später“.

Es ist jedenfalls wichtig, einen deutlichen Unterschied zwischen den Bedingungen in Nord- und Mitteleuropa während der Litorinazeit feststellen zu können. Die Eichenperiode Mitteleuropas wurde, möge die dort vorherrschende Vegetation aus Waldsteppe oder aus lichtem Wald bestanden haben (übrigens müssen regionale Verschiedenheiten vorausgesetzt werden), auf jeden Fall durch ein relativ trockenes Klima gekennzeichnet, während neuere Untersuchungen, wie schon (S. 7) bemerkt, die von der BLYTT-SERNANDERSCHEN Theorie vertretene Auffassung über die Feuchtigkeit der „atlantischen“ Periode in Nordeuropa nicht erschüttert haben. Nordwestdeutschland mit seinen reichlichen Erlenwäldern scheint übrigens einen Übergang zum nordeuropäischen Klima gebildet zu haben. Es ist nur logisch, vorauszusetzen, dass wiederum die Aridität gegen Süden und Südosten von Mitteleuropa zugenommen hat, was ja der jüngst von AUER vertretenen Ansicht über die besondere Trockenheit der mittleren Breiten während der Litorinazeit durchaus entsprechen würde.

Zu den wichtigsten Ergebnissen der Forschung über die Klima-

geschichte gehört endlich der Beweis, dass die Trockenzeiten während der jüngsten nacheiszeitlichen Periode wieder durch besondere Aridität gekennzeichnet sind. (Vgl. hiermit die Temperaturentwicklung in Nordeuropa, S. 7.) Diese Auffassung, die früher unter Heranziehung verschiedener geographischer, hydrographischer, biologischer und besiedlungsgeschichtlicher Tatsachen u. a. von PASSARGE und HUNTINGTON ausgesprochen worden ist, wird durch die pollenanalytischen Untersuchungen, die u. a. in Südamerika von AUER ausgeführt worden sind, aufs deutlichste bestätigt. Im Hinblick auf Mitteleuropa sind diese Umstände u. a. von SEIFERT (1936) und GAMS (1940) betont worden (vgl. S. 17). Eine Unsicherheit dürfte nunmehr nur hinsichtlich der Länge der jüngsten Trockenperiode bestehen. Dass die diesbezüglichen Schätzungen in einem weiten Rahmen von etwa 2000 zu 600 Jahren schwanken, wird aus der wellenhaft fortschreitenden Natur der Klimaänderungen verständlich.

#### **Die Einwanderungsperioden der Steppentiere nach Europa.**

Die Ansichten über die Einwanderungsperioden der Steppentiere und -pflanzen haben je nach dem Stand der quartärgeschichtlichen Forschung während der letzten Dezennien beträchtlich gewechselt. Die früheren Auffassungen gründeten sich zum vorwiegenden Teil einerseits direkt auf paläozoologische Funde, andererseits auf Zeugnisse der rezenten Fauna und Flora, in welcher man Relikte aus früheren trockneren Perioden spüren muss. GRADMANN kombinierte siedlungsgeschichtliche Daten mit diesen Ergebnissen. In seinem ersten diesbezüglichen Werk (1898) sprach er die Vermutung aus, dass der Ausgangspunkt für die erste Ackerbau betreibende Bevölkerung Mitteleuropas von spärlichen aus der diluvialen Steppenperiode herstammenden und durch die Steppenheidepflanzen gekennzeichneten Landschaftsfragmenten gebildet wurden. Später (1906) kam er aber zu dem Schluss, dass die Ausbreitung der betreffenden, neolithischen Kultur mit einer besonderen postglazialen Trockenperiode in Zusammenhang stehe. Vornehmlich gerade diese Auffassung ist es, die als Steppenheidetheorie bekannt geworden ist<sup>1)</sup>. Es verdient bemerkt zu werden, dass die Theorie die aus

<sup>1)</sup> Später hat GRADMANN seine Theorie noch vielfach modifiziert und sogar die Benennung „Steppenheidetheorie“ fallen lassen.

Süd deutschland bekannten Tatsachen zum Ausgangspunkt hatte. Bald wurden die Ergebnisse der moorstratigraphischen Forschung auch in bezug auf die Trockenzeiten richtungsgebend und insbesondere die BLYTT-SERNANDERSche Theorie mit ihren borealen und subborealen Trockenzeiten hat bekanntlich eine durchgreifende Wirkung auch auf die geozoologischen Anschauungen gehabt. Darauf gründete u. a. STEINBACHER (1927) seine Ansichten über die Einwanderungsperioden der Steppenornis nach Europa. Die BLYTT-SERNANDERSche Theorie wiederum ist durch neuere Untersuchungen modifiziert worden, die vorwiegend im Zeichen der pollenanalytischen Methode ausgeführt worden sind und von denen im vorhergehenden Abschnitt einige Hauptzüge wiedergegeben wurden. Wenn auch diese Untersuchungen, wie aus dem Obigen hervorgeht, gerade in bezug auf die Trockenperioden Mitteleuropas nicht zu einer einheitlichen Auffassung geführt haben, ist es jedoch interessant, festzustellen, dass die unter ihrer Einwirkung ausgeführten modernen Forschungen über die Einwanderung der Steppenfauna mit der weiter oben gegebenen Deutung der Klimaentwicklung ziemlich gut übereinstimmen und zugleich gewisse unverkennbare gemeinsame Züge mit der klimatischen Deutung der Steppenheitheorie aufweisen.

Wie vorhin bereits bemerkt, ist ein reichliches fossiles Material von diluvialen, u. a. auch spätglazialen Steppentieren schon längst, seit den Untersuchungen NEHRINGS u. a., aus verschiedenen Teilen Mitteleuropas bekannt. Zu diesem echten östlichen Steppenelement gehören ja vor allem mehrere Nagetiere (*Cricetus*-, *Spermophilus*- und *Alactaga*-Arten), die Saiga-Antilope, das Wildpferd sowie das Steppenpfehn. Ihr Auftreten kennzeichnet die geozoologisch wichtigste Steppenperiode Europas in spätquartärer Zeit.

Die Fauna Europas enthält aber ein zweites xerisches Element, das sich von dem obigen ökologisch ziemlich scharf unterscheidet und für welches man eine völlig abweichende Ausbreitungsgeschichte annehmen muss. In bezug auf die mitteleuropäischen Insekten ist dies „thermophile“ Element u. a. von FRANZ (1936) behandelt worden. Das Ausbreitungszentrum der betr. Arten liegt nach ihm im östlichen Mittelmeergebiet, und ihre Einwanderung muss in einer postglazialen warmen und trockenen Periode vor sich gegangen sein. Als eine solche Periode kann nach FRANZ nur die postglaziale Wärmezeit angesehen werden, die mit der Hasel- und Eichenzeit

zusammenfalle. FRANZ nimmt an, dass die Hauptexpansion in der erstgenannten Periode stattgefunden habe.

Hinsichtlich der Vogelfauna ist STEGMANN (1938) zu recht ähnlichen Resultaten gekommen. Der xerische Artenbestand der paläarktischen Ornis wird von ihm bekanntlich in zwei Faumentypen, den mongolischen und den mediterranen eingeteilt. Die Zentren ihres Vorkommens gehen schon aus den Benennungen hervor, doch ist zu bemerken, dass sich das Hauptareal des mediterranen Elements bis nach Turkestan erstreckt, wo es sich allerdings mit dem mongolischen Element stark vermischt. Die Hauptexpansionsperiode des mongolischen Elements ist nach STEGMANN als diluvial zu bezeichnen, während die Einwanderung des mediterranen Typus in der atlantischen Zeit, also während der Eichenperiode stattgefunden haben dürfte.

#### **Die Einwanderungsperioden der Ornis der „Kultursteppe“.**

Als Hintergrund sollen einige grobe Hauptzüge aus der Besiedelungsgeschichte Europas Erwähnung finden.

Die erste von der rezenten Menschenart gebildete Besiedelung, die spätpaläolithische Jägerkultur, fällt in Europa zum beträchtlichen Teil in die spätglaziale, durch das Auftreten der Steppentiere gekennzeichnete Periode. Sie wird durch die im allgemeinen schwächer vertretene mesolithische Kultur mit der ersten Ackerbau betreibenden Besiedelung Europas verbunden. Diese letztgenannte, neolithische Kolonisation, die deutliche Verbindungen mit dem Mittelmeergebiet aufweist, breitete sich in Mitteleuropa in der Eichenperiode aus. Die Expansion der Besiedelung erstreckte sich, wenn auch ausgedehnte Gebiete Mitteleuropas als Einöden zurückgelassen wurden, bis nach Nordeuropa, z. B. bis in die nördlichen Teile Fennoskandiens. (Im Norden wurde allerdings hauptsächlich Fischerei und Jagd betrieben, was auch in landschaftlicher Hinsicht von Bedeutung ist.) Am Ende der Eichenperiode und insbesondere während der Buchenzeit erreichte die Mittelmeerkultur, die sich früher auf besonders günstige Gegenden konzentriert hatte, auf ausgedehnten Gebieten ihre Blütezeit. Dagegen weist die Kolonisation Nordeuropas zu derselben Zeit, besonders deutlich während des letzten halben Jahrtausends vor unserer Zeitrechnung, einen auffallenden Rückgang auf. Die Hauptrichtung der „Völkerwanderungen“ war damals vom Norden nach dem Süden.

Seit dem Beginn unserer Zeitrechnung fängt die Blütezeit der Besiedelung des Mittelmeergebietes allmählich an abzuklingen, vom 4. Jahrhundert an (seit dem Erscheinen der Hunnen nach Europa) können „Völkerwanderungen“ vom Osten her festgestellt werden und der Schwerpunkt der Kultur verschiebt sich gegen Westen und Norden. Die grosse Rodungsperiode der mitteleuropäischen Wälder findet um das 6. bis 13. Jahrhundert statt und die neue Expansion der Besiedelung setzt sich nach Nordeuropa fort.

Über die früheren Ausbreitungsphasen der heutigen Kulturornis hat SCHNURRE, auf die Untersuchungen GRADMANNS gestützt, bereits i. J. 1921 sehr interessante Gesichtspunkte vorgebracht. Über das Verhältnis der Steppenvögel zum paläolithischen Menschen lässt sich freilich nach ihm so gut wie nichts sagen. Viele der ausgeprägtesten Arten der offenen Kultursteppe sollen jedenfalls erst mit dem Getreidebau nach Europa eingewandert sein. Eine wichtige Haupteinwanderungsperiode der heutigen Kulturornis fällt mit der warm-ariden Periode des Postglazials zusammen. Als der neolithische Mensch damals nach Mitteleuropa vordrang, begegnete er nach SCHNURRE in der dortigen teilweise wald- und buschsteppenartigen Landschaft dem Vogelartenbestand, der auch heute für die entsprechenden Kulturbiotope eigentümlich ist. (Man vergleiche hiermit die Auffassung von FRANZ und STEGMANN über die Einwanderung der „thermophilen“ bzw. „mediterranen“ Elemente!) Es würde sich somit um eine voneinander unabhängige, parallele Ausbreitung der Besiedelung und der besagten Faunenelemente handeln. Erst dadurch, dass der Mensch imstande war, in den folgenden Zeiten (in der Buchenperiode) die nunmehr geschlossenen Wälder zum Teil licht oder offen zu halten sowie später das Areal des offenen Geländes in hohem Grade zu erweitern, traten die ursprünglichen Arten der Wald- und Buschsteppe in ein Abhängigkeitsverhältnis zur der Besiedelung, wandelten sich gewissermassen in „Kulturvögel“ um.

Die neuesten Untersuchungen über die Klimaentwicklung lassen sich nun, wie uns dünkt, den letztgenannten Umstand, also die jüngste, auch heute noch andauernde Expansion der Kulturornis in einem neuen Licht erscheinen. Wird doch der jüngste Abschnitt des Postglazials in den inneren Teilen der Kontinente wieder durch besondere Aridität gekennzeichnet, er stellt gewissermassen eine neue, es sei denn auch im Verhältnis zu den oben behandelten viel weniger ausgeprägte Wüstenperiode dar. Die Bedeutung dieser Klimaänderung wird

in bezug auf Europa durch die Vermutung von GAMS (1940) beleuchtet, dass fast die Hälfte Grossdeutschlands zur Zeit der klimatischen Waldsteppenzone angehört. Auch wenn der Waldsteppenbegriff hier relativ weit aufgefasst worden wäre, ist es jedoch höchst wahrscheinlich, dass die Ornis der Waldsteppe auch ohne jeden Kultureinfluss im Vordringen begriffen sein würde. Wie nach SCHNURRES Auffassung in der Eichenperiode handelt es sich wahrscheinlich auch hier um eine zum Teil voneinander unabhängige, parallele Ausbreitung der Besiedelung und der Waldsteppenornis. Dazu kommt, dass die rasche Entwicklung, welche die Besiedelung Europas in junggeschichtlicher Zeit aufweist, ebenso wie ihre früheren Schwankungen, von der Klimaentwicklung kaum unabhängig gewesen sind; wahrscheinlich werden die neuesten Ergebnisse der Forschung über die Klimaänderungen entscheidendes Licht auf diese vieldiskutierten Fragen werfen, vor allem weil sie die Wirkung der Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen deutlicher auseinanderhalten lassen, als es früher der Fall war. Ist die obige Vermutung richtig, so folgt daraus, dass die Klimaänderungen nicht nur auf die Arealzunahme der natürlichen, sondern indirekt auch auf die der Kultursteppe eingewirkt haben.

Es leuchtet ein, dass die während der geschichtlichen Zeit stattgefundenene Austrocknung und vermutliche Erwärmung nicht geradlinig vor sich gegangen sind. Vielmehr weist die Klimaentwicklung offenbare Oszillationen auf, und unter diesen stellen die letzten Jahrzehnte einen ausgesprochenen Wellenkamm dar. Durch ein Studium der raschen Faunenverschiebungen, wie sie sich vor unseren Augen vollziehen, liesse sich somit eine Vorstellung über die Faunengeschichte in jenem längeren Zeitraum bilden, und zwar auch in bezug auf die Geschichte der Kulturornis. Und ferner: wenn es richtig ist, dass die Klimaentwicklung sogar der ganzen postglazialen Zeit zu der der jüngsten Jahrzehnte deutlich analoge Züge aufweist, gewinnen die diesbezüglichen Untersuchungen weiter an Bedeutung.

Die Analyse der während der letzten Jahrzehnte stattgefundenenen Faunenverschiebungen befindet sich vorläufig noch in ihrem Beginn. Im Hinblick auf die Kulturornis lässt sich aus den bisherigen Ergebnissen etwa folgendes entnehmen.

Wenn die Steppe oder Waldsteppe aus klimatischen Gründen vordringt, wie es in den letzten Jahrzehnten der Fall gewesen ist,

bietet dies natürlich für die entsprechenden Faunenelemente Voraussetzungen zur Ausbreitung. Dasselbe ist der Fall, wenn die physiognomisch ähnlichen Kulturbiotope an Areal gewinnen. Dies scheint aber nur einen Teil des ganzen Ausbreitungsphänomens auszumachen. Die Ausbreitung mancher, darunter solcher wenigstens in Nordeuropa an Kulturbiotope gebundener Arten wie der Saatkrahe, des Stars und des Iltis, vollzieht sich so rasch, dass der Grund unmöglich bloss in den Veränderungen der Biotope im Einwanderungsgebiet liegen kann. Vielmehr handelt es sich offenbar um eine mehr direkte Einwirkung des Klimas, und zwar muss wenigstens in gewissen Fällen eine mehr oder weniger rhythmisch wiederkehrende klimabedingte „Pulsation“ vorausgesetzt werden (vgl. KALELA 1941, p. 69 ff.). Wenn sich die äusseren Bedingungen für die Ausbreitung dauernd vorteilhaft gestalten, also im Hinblick auf die Waldsteppentiere etwa die Waldsteppe oder die entsprechende Kulturlandschaft kontinuierlich vordringt oder das Klima sich fortwährend in arider Richtung verschiebt, führen solche ruckweise wiederkehrenden „Ausbreitungsversuche“ zu einer dauernden Arealerweiterung.

Wahrscheinlich muss die besagte rasche Ausbreitung südlicher Arten in den nordischen Ländern in der Hauptsache als temperaturbedingt betrachtet werden. Es gibt aber Gründe anzunehmen, dass auch der Austrocknungsprozess, „der Dämon der Wüste“, daran einen Anteil hat, der, wenn auch vielleicht nicht quantitativ ebenso eindrucksvoll, theoretisch kaum weniger wichtig ist als die Temperaturfaktoren.

Weiter oben wurde bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die neuerdings in Nordeuropa vorgedrungenen Wasservögel, die sich hinsichtlich ihrer Biotopforderungen der Kulturornis recht nahe anschliessen, zum wichtigen Teil ein für Steppengegenden eigentümliches Element vertreten dürften. Gewisse Züge in der Ausbreitung einiger Arten, wir denken etwa an den Schwarzhalstaucher, *Podiceps nigricollis*, deuten darauf hin, dass die Austrocknung der ursprünglichen Wohngebiete bei ihrer Expansion eine nicht unwichtige Rolle spielt (näheres s. KALELA 1940).

Ist die letztgenannte Vermutung richtig, so haben wir es hier mit einer Faktorengruppe zu tun, die, wenn auch zumal in der älteren geozoologischen Literatur angedeutet, bisher nicht genügende Beachtung gefunden hat (vgl. KALELA 1940, p. 51, Fussnote). Wenn

etwa die Sahara während der Eiszeit (in geringerem Masse gilt dasselbe für gewisse postglaziale Zeitabschnitte) mit Grasland bedeckt und bedeutend wasserreicher war als gegenwärtig, so muss sie für eine viel reichlichere Fauna als die heutige Existenzmöglichkeiten dargeboten haben. Dies wird ja durch paläontologische Befunde direkt bestätigt. Beim Einbruch der trockenen Periode breitete sich die Wüste aus, was eine Vernichtung eines Teils der dortigen Tierpopulationen zu Folge haben musste (vgl. z. B. ERRINGTONS, 1939, Beobachtungen über das Verhalten der Bisamratte gegen Austrocknung in Nordamerika). Daneben fand aber höchstwahrscheinlich eine Emigration ausbreitungstüchtiger und weniger ortstreuer Arten statt. Eine solche Auffassung ist freilich in Zweifel gezogen worden (s. z. B. MAYR & MEISE 1930), in erster Linie wohl aus dem Grunde, weil die Austrocknung so langsam vor sich gehen soll, dass die Individuen einer Tierart darauf mit Emigration nicht reagieren können. Bei näherer Betrachtung des klimatischen Geschehens verlieren aber solche Einwände an Beweiskraft. Wohl ist die postglaziale Austrocknung ein ungemein langsamer Prozess, sie geht aber, wie schon bemerkt, nicht geradlinig vor sich, sondern weist eine Rhythmizität von verschiedener Wellenlänge auf. Darunter sind die kürzesten Oszillationen von einer Grössenklasse, dass etwa die Wasservögel darauf reagieren können und es tatsächlich tun, wie direkte Beobachtungen z. B. in Turkestan und Nordamerika dargetan haben (vgl. die bei KALELA, 1940, zitierte Literatur). Es hat also den Anschein, als hätten wir es in dem Einbruch einer Wüstenperiode tatsächlich mit einem Faktor zu rechnen, der etwa nach der Eiszeit an der Neubesiedelung der vom Eis befreiten oder anderswie unter dem Einfluss der Eiszeit gestandenen Gebiete aktiv beteiligt gewesen ist.

#### **Die Eigenart der jüngsten Trockenperiode.**

Aus dem vorigen haben sich folgende Gesichtspunkte herauschälen lassen, die für die Beurteilung der „kulturbedingten“ Faunenveränderungen in Europa wichtig sind.

1. Während der jüngsten postglazialen Zeit und besonders deutlich auch in den allerletzten Jahrzehnten ist eine klimabedingte

Ausbreitung von steppenartigen Vegetationstypen (in Mitteleuropa kommt zunächst die Waldsteppe in Betracht) festzustellen, auch wenn diese Ereignisse durch die Tätigkeit des Menschen zum beträchtlichen Teil verdeckt werden.

2. Wenn es richtig ist, dass die Klimaänderungen bei der Besiedelung Europas in geschichtlicher Zeit mit eingewirkt haben, so folgt daraus, dass auch die Entwicklung der Kulturlandschaft indirekt vom Klima begünstigt worden ist.

3. Beide unter den vorigen Punkten erwähnten Umstände schaffen Voraussetzungen für die Ausbreitung der „kulturbedingten“ Faunenelemente.

4. Die Ausbreitung der genannten Elemente steht teilweise unter dem direkten Einfluss der Klimaänderungen, u. a. auch der Austrocknung.

5. Die Einwanderungsperiode der „kulturbedingten“ Fauna ist somit mit den früheren spätquartären, geozoologisch durch die Ausbreitung von Steppen- und Waldsteppentieren gekennzeichneten Trockenperioden, in erster Linie wohl mit der in der Litorinazeit eingetretenen warmen und (in Mitteleuropa) trockenen Zeitspanne zu einem gewissen Grade direkt vergleichbar.

Die hier hervorgehobenen Gesichtspunkte sind natürlich geeignet — wenn sich auch ihre Behandlung noch in ihren Anfangsstadien befindet — die Grenze zwischen den „primären“ und „sekundären“ geozoologischen Faktoren immer nachdrücklicher zu verwischen. Die Tatsache wird aber durch sie nicht verändert, dass das Erscheinen des Kulturmenschen als neuer biotischer Faktor einen durchgreifenden Einfluss auf die Fauna Europas gehabt hat. Ist doch die offene Kultursteppe unter den gegenwärtigen Klimabedingungen etwa in Mittel- und Nordeuropa von der Menschentätigkeit völlig abhängig, weisen doch die busch- und waldsteppenähnlichen Bestandteile der Kulturlandschaft eine ungemein viel weitere Verbreitung auf, als es die klimatischen Faktoren für die entsprechenden natürlichen Formationen gestatten würden, um von der Entwicklung sonstiger Kulturbiotope und vom direkten Einfluss des Menschen auf die Tierwelt gar nicht zu reden.

Bei der Betrachtung sowohl der Umstände, die den jüngsten postglazialen Zeitabschnitt zumal mit den früheren Steppenperioden

vereinigen als derjenigen, die ihr ein Sondergepräge verleihen, scheint es wieder am logischsten, von dem Einbruch einer neuen Phase in der Entwicklung der Organismenwelt zu sprechen, einerlei ob man sie mit LÖNS als Quintär oder mit LE CONTE als psychozooisches Zeitalter bezeichnet. Dadurch wird ja nicht nur der gewaltige Umfang der Kulturfaktoren, sondern auch ihr enger Anschluss an die „natürlichen“ Faktoren hervorgehoben. Dieser Anschluss ist, wie gerade der Vergleich der „Kulturperiode“ Mittel- und Nordeuropas mit den spät- und nacheiszeitlichen Steppenperioden belehrt, von zweierlei Art. Die Klimaänderungen weisen einen rhythmisch wiederkehrenden Gang, die Phylogenie der Organismenwelt eine irreversible Entwicklung auf, und ein Ausdruck dieser Entwicklung ist der neue biotische Faktor, der bei den sämtlichen spätquartären Trockenperioden Europas vorhanden gewesen ist, dessen gewaltig um sich gegriffene Tätigkeit aber die jüngste Trockenperiode von den früheren unterscheidet.

Es besteht kein Grund, die durch die Kulturlandschaft gekennzeichneten Landstriche bei den geozoologischen Untersuchungen zu vernachlässigen, wie dies zu oft geschehen ist. Die meisten regionalen und ökologischen Fragen, u. a. auch die natürlichen, etwa klimabedingten Faunenverschiebungen können in der Kulturlandschaft ungefähr ebenso vorteilhaft erforscht werden als in den Einöden und manche Grenzverschiebungen, die wir als kulturbedingt bezeichnen, sind es offenbar nur zum Teil. Hinsichtlich der Vogelfauna liegen die Verhältnisse besonders einfach, einerseits weil die Vögel zwischen „natürlichen“ und „Kulturbiotopen“ keinen Unterschied machen, andererseits weil ihre Ausbreitungsweise die gleiche ist, mag es sich nun um eine Ausbreitung auf urwüchsige oder kulturbedingte Gebiete handeln. Aber sogar die Umwandlungen der Fauna, die tatsächlich ausschliesslich durch die Menschentätigkeit direkt oder indirekt hervorgerufen worden sind, dürfen nicht schlechthin als etwas „Sekundäres“ bezeichnet werden, denn diese Faktorgruppe lässt sich aus ihrer natürlichen Umgebung nicht losreissen. Ich möchte sogar weiter gehen. Wenn wir die Aufmerksamkeit einseitig auf die Einöden-gehenden richten, vermissen wir die Gelegenheit, die geozoologische Entwicklung gerade dort zu untersuchen, wo sie am intensivsten fortschreitet.

**Literatur:** AUER, V., 1933, Verschiebungen der Wald- und Steppen-gebiete Feuerlands in postglazialer Zeit. *Acta Geographica* 5. — 1935,

„Aavikkopaholainen“ (Deutsch. Ref.). Terra 47: 8—21. — 1941, Der Torf und die Torfschichten als historische Urkunden Feuerlands und Patagoniens. Geol. Rundschau 32: 647—671. — BERTSCH, K., 1935, Der deutsche Wald im Wechsel der Zeiten. Tübingen. — BROOKS, C. E. P., 1919, The secular variation of rainfall. Quart. Journ. Roy. Met. Soc. 45. — ERRINGTON, P. L., 1939, Reactions of Muskrat to drought. Ecology 20: 168—186. — ESKOLA, P., 1931, Ihmisen valta-aika geologisen kehityksen asteena (Ref.: Age of Man as a stage of the geological evolution). Terra 43: 1—16. — FIRBAS, F., 1939, Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. Die Naturwissenschaften 27: 81—89, 104—108. — FRANZ, H., 1936, Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoogeographica 3: 159—320. — GAMS, H., 1940, Klimaänderung und Versteppung in Mitteleuropa. Deutsche Wasserwirtschaft 35: 129—133. — GRADMANN, R., 1898, Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb. I. Allgemeiner Teil. Tübingen. — 1906, Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Siedlungsgeschichte. Geogr. Zeitschr. 12. — KALELA, O., 1936, Eläimistö. Suomen maantieteen käsikirja. Helsinki. — 1938, Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 5, N:o 9. — 1940, Zur Frage der neuzeitlichen Anreicherung der Brutvogelfauna in Fennoskandien mit besonderer Berücksichtigung der Austrocknung in den früheren Wohngebieten der Arten. Ornith. Fenn. 17: 41—59. — 1941, Über die „Lemmingjahre“ 1937—38 in Finnisch-Lapland nebst einigen Bemerkungen zur Frage der Massenzunahme und Ausbreitung. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 8, N:o 5. — LOSERT, H., 1940, Beiträge zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte Innerböhmens. III. Das Spätglazial bei Lissa-Hrabanov. Beih. Bot. Centralbl. 60: 417—436. — LÖNNBERG, E., 1924, Ett bidrag till den svenska faunans invandringshistoria. Fauna och Flora 19: 97—119. — LÖNS, H., 1908, Die Quintärfauna von Nordwestdeutschland. 55.—57. Jahresbericht der Naturh. Ges. Hannover. — MAYR, E. und MEISE, W., 1930, Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges. Der Vogelzug 1: 149—172. — NIETSCH, H., 1935, Steppenheide oder Eichenwald? Tübingen. — ПЕНОК, А., 1938, Сäugetierfauna und Paläolithicum des jüngeren Pleistozäns in Mitteleuropa. Abh. Preuss. Akad. Wiss. 1938, N:o 5. — Post, L. v., 1931, Eldlandets postglaciala klimathistoria. Föredrag. Geol. För. Förh. 53: 373—374. — RUDOLPH, K., 1929, Die bisherigen Ergebnisse der botanischen Mooruntersuchungen in Böhmen. Beih. Bot. Centralbl. 45, 2. Abt.: 1—180. — SAURAMO, M., 1941, Suomen luonnon kehitys jääkaudesta nykyaikaan. Porvoo/Helsinki. — 1941, Die Geschichte der Wälder Finnlands. Geol. Rundschau 32: 579—594. — SCHNURRE, O., 1921, Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. Marburg a. L. — SEIFERT, A., 1936, Die Versteppung Deutschlands. Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. 1: 197—204. — SILVONEN, L. und KALELA, O., 1937, Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 60: 606—634. — SOERGEL, W., 1940, Die Massenvorkommen des Höhlenbären. Ihre biologische und stratigraphische Bedeutung. Jena. — STEGMANN, B., 1938, Grundzüge der ornithogeographischen Gliederung

des palaearktischen Gebietes. Faune de l'Ussr, Oiseaux, Vol. I, N:o 2. — STEINBACHER, F., 1927, Die Verbreitungsgebiete einiger europäischen Vogelarten als Ergebnis der geschichtlichen Entwicklung. Journ. Orn. 75: 535—567. — WAGNER, A., 1940, Klimaänderungen und Klimaschwankungen. Braunschweig. — ÅNGSTRÖM, A., 1939, Temperaturklimatets ändring i nuvarande tid. Ymer 1939, p. 62—76.

## **Porzana parva (Scop.) Suomessa.**

OLAVI LEIVO.

Kesän 1941 alussa oleskeli Helsingin pitäjän Vanhankaupunginlahden pohjukan ruo'ikoissa otsakkeessa mainittu lintulaji. 27.—28. V. välisenä yönä lahden pohjukan rantoja kiertäessäni kuulin ensimmäisen kerran erään lahdenpoukaman suusta ruo'ikon ulkoreunasta outoa yksitoikkoisen „räökkämäistä“ ääntelyä. Paikalle osuessani puolenyön aikaan äänteli lintu ahkerasti klo 0,30 asti, jolloin linnun pitäessä pitemmän tauon poistuinkin paikalta. Äänen ja myöhemmin toteamani kaislaräökkää muistuttavan käyttäytymisen perusteella määräytyi tapaamani ääntelijä pikkuräökkäksi, *Porzana parva* (Scop.).

Myöhemmin tapasin linnun vielä kolme kertaa Vanhankaupunginlahdessa käydessäni. 31. V.—1. VI. välisenä yönä löysin pikkuräökkän puolenyön maissa uuteen paikkaan siirtyneenä. Lintu äänteli ahkerasti klo 1 asti, jolloin se vaikenikin ainakin pitemmäksi aikaa. 8. VI. äänteli lintu lyhyeen Lammassaaren pohjoispuolella tiheässä ruo'ikossa klo 5 aikoihin. 11. VI. olin lintua kuuntelemassa yhdessä toht. Olavi Kalelan kanssa. Ääntelyä kuulumme klo 23,30—24 välisenä aikana Lammassaaren luoteispuolelta ruo'ikosta. 15. VI. olin heti puolenyön jälkeen ja toistamiseen aamuyöstä linnun viimekertaisen oleskelupaikan lähettyvillä, mutta lintua en enää tavannut. Joko se siis oli hävinnyt lahdesta tai sitten siirtynyt paikkaan, josta sen ääntely ei korviini kantautunut (vasta aamulla kiersin lahden pohjukan kokonaisuudessaan). Myöhemmin kesäkuussa en Helsingistä muualle jouduttuani voinut käydä lintua etsimässä.

Linnun ääntelyä en sen „yksinkertaisuudesta“ huolimatta saanut merkityksi mieleisekseni. Ääntely on yksitoikkoisen „räökkämäisen“, ja merkitsin sen: dik dik dik . . . . . Elävämmiin muistuu lin-